STRUCTURE DE POPULATION EN CLASSES DE TAILLE ET STRUCTURE EN BANCS CHEZ LE HOTU, CHONDROSTOMA NASUS (PISCES, CYPRINIDAE), DANS LE HAUT-RHONE FRANCAIS

par

Alain NELVA (1)

RESUME.- La structure de population en classes de taille centimétriques et la structure en bancs sont analysées à partir de données recueillies par la méthode de l'Echantillonnage Ponctuel d'Abondance appliquée au peuplement ichtyologique du Haut-Rhône français. En tenant compte de la répartition spatio-temporelle des classes, 3 types de bancs bien définis par les correspondances taille/âge et l'étude de la croissance de l'espèce sont distingués : les juvéniles (individus jusqu'à un an), les immatures (âgés de 2 et 3 ans), les adultes auxquels se joignent quelques aînés des immatures proches de la maturité, âgés de 4 ans et au-delà. La grégarité est élevée, surtout chez les immatures. Les adultes constituent des bancs typiquement monospécifiques. En revanche juvéniles et immatures forment des bancs plurispécifiques. Les formations en bancs de deuxième et troisième types ne sont pas vraiment liées à l'état de maturité sexuelle mais plutôt déterminées en fonction de la taille individuelle qui dépend elle-même des conditions écologiques des cours d'eau.

ABSTRACT.-The population structure in size classes and the shoal structure were analysed using data gathered by means of the spot sampling method applied to the ichtyological population of the French Upper Rhône. Correspondence analysis of 2324 individuals from 595 spot samples, taking into account the spatio-temporal distribution of classes, allowed us to distinguish two clear breaks in the data, and thus three types of shoal distinguished by size/age correspondences and by the study of the growth pattern of the species: juveniles (individuals up to one year old), immature individuals (2 and 3 years old), and adults aged 4 and over, together with a few immature individuals close to maturity. The species is highly gregarious, especially in the immature group. The adults form shoals that are characteristically monospecific, but on the other hand the juvenile and immature Nase form plurispecific shoals where mainly the following species are to be found: Roach, Gudgeon, Chub and Bleak among the juveniles, and Roach, Dace, Gudgeon and Chub in the immature group. A comparison with another shoal structure described in a Czechoslova-kian river shows that shoal formations of the second and third types are not really linked to sexual maturity but are determined by individual size - which in turn depends on the ecological conditions of the river.

Mots clés: Cyprinidae, Chondrostoma nasus, France, Rhone R., Population structure.

La structure de population en classes de taille et la structure en bancs sont analysées à partir de données recueillies par la méthode de l'Echantillonnage Ponctuel d'Abondance appliquée au peuplement ichtyologique du Haut-Rhône français (Nelva et al., 1979; Nelva, 1985; Rousseau et al., 1985) dans la partie située entre Seyssel et Evieu, c'est à dire au droit des 3 récents aménagements réalisés par la Compagnie Nationale du Rhône (aménagements de Chautagne, de Belley et de Brégnier-Cordon; Fig. 1). Les échantillons ponctuels prélevés entre 1978 et 1985 ont été effectués dans 44 stations. 54,5 % d'entre eux concernent le fleuve avant son aménagement récent, c'est à dire seulement endigué en certains endroits. Les autres ont été effectués dans les aménagements proprement dits : retenues, canaux d'amenée ou de fuite, tronçons court-circuités.

⁽¹⁾ Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie, Université LYON I, CNRS U.A. 367 Ecologie des Eaux Douces, 43 Bd du 11 nov., 69622 Villeurbanne Cedex FRANCE.

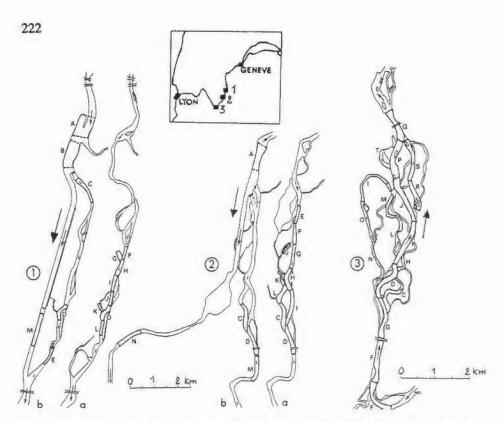


Fig. 1 : Carte de répartition des stations dans les trois secteurs d'étude : 1/ Chautagne (a : avant aménagement ; b : après aménagement) ; 2/ Belley (a : avant aménagement ; b : après aménagement) ; 3/ Brégnier-Cordon avant aménagement.

MÉTHODES

Présentation des données

L'extraction des données concernant Chondrostoma nasus à partir des 4078 échantillons ponctuels (EPA) de la base fait apparaître un total de 2324 individus répartis dans 666 échantillons ponctuels, dont la structure en classes de taille centimétriques globale (Fig. 2) présente 2 discontinuités apparentes au niveau des classes 10-11 et 19-20 cm, divisant à priori l'ensemble en 3 groupes, et une prépondérance des 30-42 cm. Mais cette structure ne rend évidemment pas compte de la répartition spatio-temporelle des individus appartenant aux différentes classes. Une telle analyse s'avère pourtant indispensable pour apprécier les principaux stades de croissance et leurs relations avec les autres espèces : c'est l'objet du présent travail ; mais également les relations avec l'habitat, les déplacements, l'impact des aménagements, etc. (Nelva, 1988). Dans ce cas, les moyens statistiques et informatiques s'avèrent très précieux pour l'élaboration des résultats.

Le fichier extrait comporte en lignes 58 pêches à effectifs supérieurs à 10 individus, et en colonnes 48 classes de taille centimétriques de 3 à 50 cm (longueur totale LT). L'élimination des échantillons à faibles effectifs rend beaucoup plus pertinente et significative l'information obtenue par l'analyse statistique. Les 58 échantillons, extraits des 159 pêches où l'espèce est présente (sur un total de 189, soit 30 pêches sans C. nasus), concernent presque exclusivement le fleuve non aménagé et les nouveaux tronçons court-circuités du fleuve (RCC ou Rhône court-

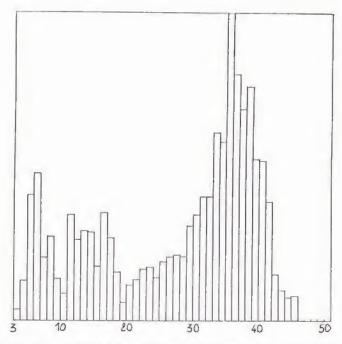


Fig. 2: Histogramme des classes de taille centimétriques de Chondrostoma nasus extrait de la base de données (4078 EPA, 12/1984).

circuité). Une pêche définit la strate spatio-temporelle correspondant à une station et une date donnée (1 pêche = 1 station + date donnée). Les données brutes des 58 pêches sont représentées sous forme d'une collection d'histogrammes (Fig. 3).

Analyse des données

Les données du fichier ont été traitées par une analyse factorielle des correspondances (AFC). Le dépouillement simultané des 8 premiers facteurs de l'analyse représentés dans la Fig 4 permet de distinguer 2 ruptures franches (flèches) au niveau des classes 7-8 et 18-19 cm (sont représentés ici les centres des classes) et 3 parties bien distinctes sur les 4 premiers facteurs: A/3 à 7 cm; B/8 à 18 cm; C/19 à 50 cm. Ces 2 ruptures dans les coordonnées factorielles des classes de taille sont significatives d'une partition en 3 compartiments spatio-temporels de croissance chez C. nasus. La représentation graphique des histogrammes lissés par l'AFC (Fig. 5, superposable à la Fig. 3) illustre encore plus clairement la présence des 3 compartiments de tailles croissantes.

Dans chacun des 3 groupes de tailles, les effectifs et le nombre d'EPA sont respectivement:

| groupe A: | 220 ind. | 62EPA | 3,5 ind./EPA |
|-----------|----------|-------|--------------|
| groupe B: | 462 | 71 | 6,5 |
| groupe C: | 1642 | 533 | 3,1 |
| total : | 2324 | 666 | |

Le Tableau I présente le nombre d'EPA en fonction des effectifs des groupes.



Fig. 3: Représentation des 58 échantillons de Chondrostoma nasus rangés en classes de taille centimétriques de 3 à 50 cm. En ordonnée, fréquence des classes sur une échelle commune 0 à 0,30 (logiciel graphique de Auda, 1984).

RÉSULTATS

Description des 3 groupes de classes de taille

La partition de la population de C. nasus en 3 groupes de tailles disjoints correspond à 3 périodes, ou étapes, au cours de la vie individuelle, dont les correspondances taille-âge peuventêtre établies par l'étude de la croissance (Nelva, 1985):

- A/ (3-7 cm) = individus d'âge 0+, jusqu'à 1 an où LT atteint 6 à 7 cm dans le Haut-Rhône.

-B/(8-18 cm)= individus de 2 et 3 ans (1+et 2+) pour les quels LT atteint respectivement 12 cm et 17-19 cm selon les faciès (jusqu'à 20-21 cm dans l'Ain, affluent du Haut-Rhône).

-C/(>19 cm) = individus de 4 ans et plus (>3+) (LT 4 ans = 22 cm).

Or la maturité sexuelle n'étant acquise qu'à 5 ans pour la majorité des individus (Nelva, 1985), la séparation entre les groupes B et C ne distingue pas strictement les immatures des adultes, puisque le groupe C peut en fait contenir quelques individus de 4 ans qui n'ont donc pas atteint la maturité sexuelle. La structure de population de Hotus dans le Rhône se décompose en définitive en 3 sous-populations distinctes : les juvéniles (jusqu'à 1 an) ; les immatures (âgés

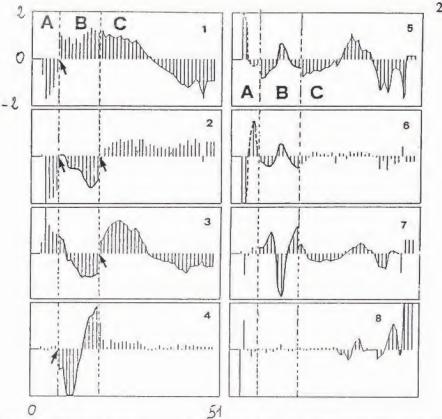


Fig. 4: Représentation simultanée des coordonnées factorielles colonnes dans une analyse factorielle des correspondances sur un tableau d'histogrammes pour les 8 premiers facteurs. En abcisse les centres des classes centimétriques (3 à 50 cm); en ordonnée la valeur du facteur sur une échelle commune (-2,+2). (valeurs propres: I1 = 0,6643; I2 = 0,5993; I3 = 0,5627; I4 = 0,4966; I5 = 0,3838; I6 = 0,3086; I7 = 0,2927; I8 = 0,1861).

de 2 et 3 ans); les adultes, auxquels se joignent quelques aînés des immatures (proches de la maturité), âgés de 4 ans et au-delà.

Ces 3 groupes de taille-âge sont en général peu apparents sur des histogrammes de classes de taille construits à partir des données regroupant plusieurs échantillons de pêche, par exemple celui qui a été établi sur des données d'EPA effectués entre 1978 et 1980 dans le Haut-Rhône (Fig. 6). Contre toute attente ces échantillons analysés dans une AFC n'ont pas été classés par la taille moyenne mais décrits comme fortement individualisés les uns par rapport aux autres ou comme des juxtapositions de 2 sous-groupes très distincts, ou encore comme des mélanges dont les composants sont indiscernables. Les fortes corrélations canoniques initiales indiquent cependant une bonne structure du tableau des données. Dans les études de dynamique de population centrée sur la taille des individus, le premier facteur discriminant entre les échantillons est en effet la moyenne de la taille des individus de l'échantillon; en général le facteur F1 de l'analyse des correspondances est tout simplement cette valeur moyenne, ce qui n'est pas le cas dans cet exemple. Cette analyse préliminaire a montré la nécessité de décomposer un échantillon de gros effectifs dans le temps et dans l'espace.

Enfin les histogrammes des adultes qui groupent un grand nombre de classes d'âgetaille présentent souvent une allure bimodale due à l'absence d'une ou plusieurs classes d'âge (consécutive à un mauvais recrutement); mais la taille de séparation est très variable selon les

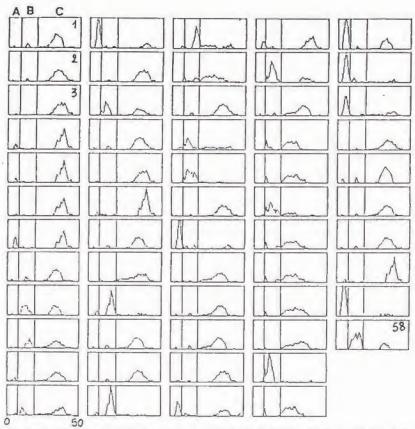


Fig. 5 : Lissage des histogrammes des classes de taille centimétriques par l'analyse factorielle des correspondances (superposable à la Fig 3).

échantillons (dans quelques échantillons du Rhône : 25, 26, 29 ou 31 cm). Au sein des adultes, il existe bien en fait des sous-groupes de classes de taille, et toutes les classes n'ont que très rarement des effectifs simultanément du même ordre. Mais ces sous-groupes ont en réalité des limites de classes très variables ce qui rend difficile ou même impossible leur partition structurée, même à l'aide d'analyses mathématiques très élaborées.

Grégarité et dispersion : la structure en bancs

Chez les espèces grégaires, telles le Hotu ou de nombreux autres Cyprinidés, "une population apparaît comme une mosaïque de bancs différents par leur structure et le nombre d'individus qui les composent, les différences de structure portant sur la taille, le sexe, le stade de maturation sexuelle ou d'autres facteurs" (Philippart, 1975). La notion de grégarité, qui est plus ou moins manifeste selon l'espèce ou la saison, est difficile à apprécier ; mais l'échantillonnage ponctuel, très efficace pour réduire les artefacts d'échantillonnage dus au comportement en bancs (problème des espèces grégaires, Philippart, 1977), permet d'intéressantes précisions sur cette notion.

Dans chacun des 3 groupes, respectivement 83.2%, 93.1% et 86.3% des individus sont capturés à plusieurs (2 individus et plus), avec une moyenne de 3.5, 6.5 et 3.3 individus par EPA.

La grégarité semble donc assez élevée, particulièrement chez les immatures.

Le nombre maximal d'individus capturés dans un échantillon ponctuel est égal dans l'ordre à 28, 86 et 35 (Tableau I). Or la dimension de l'EPA est proportionnelle à la taille mais pas directement : dans un même échantillon, en effet, le nombre maximal d'individus capturés atteint près d'un millier pour le groupe A, plus d'une centaine pour le groupe B, et quelques dizaines seulement pour le groupe C. La probabilité de capture d'un grand nombre d'individus d'une même espèce dans un même échantillon doit donc être plus grande pour les juvéniles que pour les immatures, et pour ces demiers plus grande que pour les adultes. Or ce n'est pas le cas. Il apparaît ainsi que les bancs de juvéniles sont nécessairement associés à d'autres espèces (bancs plurispécifiques), alors que les immatures, et a fortiori les adultes, doivent a priori dominer les bancs qu'ils constituent. Cette question est examinée dans le paragraphe suivant.

Par ailleurs les juvéniles, qui ne constituent que 9.5 % de l'effectif total de l'espèce et n'occupent que 1.5 % des échantillons, ainsi que les immatures avec 19.9 % de l'effectif et 1.7 % des échantillons, sont donc liés à un habitat particulier. En revanche, les adultes sont plus

Tableau I: Nombre et abondance relative des échantillons ponctuels en fonction des effectifs de chaque compartiment de croissance de *Chondrostoma nasus*.

| | group | e A | group | e B | groupe C | | |
|------------------|--------|-------|--------|-------|----------|-------|--|
| effectifs/E.P.A. | E.P.A. | ž | E.P.A. | x | E.P.A. | 1 | |
| 0 | 4016 | 98,48 | 4007 | 98,26 | 3575 | 87,62 | |
| 1 | 37 | 0,91 | 32 | 0.78 | 225 | 5,52 | |
| 2 | 4 | 0,10 | 15 | 0,37 | 94 | 2,31 | |
| 3 | 5 | 0,15 | 4 | 0,10 | 56 | 1,37 | |
| 4 | 3 | 0,07 | 2 | 0,05 | 34 | 0,83 | |
| 5 | 2 | 0,05 | 4 | 0,10 | 22 | 0,54 | |
| 6 | 1 | 0,02 | 1 | 0,02 | 15 | 0,37 | |
| 7 | | | | | 9 | 0,22 | |
| 8 | 2 | 0,05 | 3 | 0,07 | 6 | 0,15 | |
| 9 | | | | | 5 | 0,12 | |
| 10 | | | 1 | 0,02 | 9 | 0,22 | |
| 11 | 1 | 0,02 | | | 4 | 0,10 | |
| 12 | 2 | 0,05 | | | 2 | 0,05 | |
| 13 | 1 | 0,02 | 1 | 0,02 | 3 | 0,07 | |
| 14 | | | 1 | 0,02 | 7 | 0,17 | |
| 15 | | ŀ | | | 2 | 0,05 | |
| 16 | | | 1 | 0,02 | | | |
| 17 | 1 | 0,02 | | | 1 | 0,02 | |
| 18 | | | | | 1 | 0,02 | |
| 20 | 1 | 0,02 | | | 2 | 0,05 | |
| 23 | | | 1 | 0,02 | | | |
| 24 | | | | | 1 | 0,02 | |
| 25 | | 1 | | | 1 | 0,02 | |
| 27 | | | 1 | 0,02 | | | |
| 28 | 1 | 0.02 | 1 | 0,02 | 2 | 0,05 | |
| 29 | | | | | 1 | 0,02 | |
| 35 | | | | | 1 | 0,02 | |
| 53 | | | 1 | 0,02 | | | |
| 60 | | | 1 | 0,02 | | | |
| 86 | 1 | | 1. | 0,02 | | | |
| | 4078 | | 4078 | | 4078 | | |

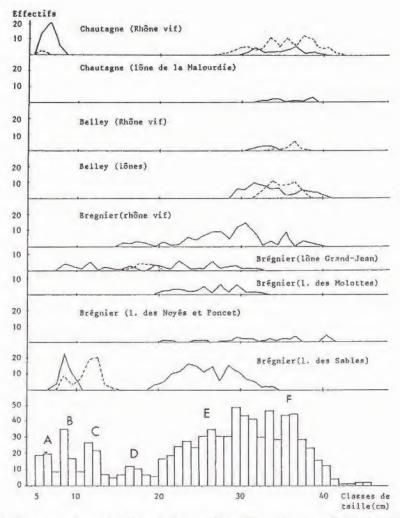


Fig. 6 : Structure en classes de taille centimétriques d'échantillons saisonniers effectués dans les trois secteurs du Haut-Rhône de 1978 à 1980 par Echantillonnage Ponctuel d'Abondance systématique.

nombreux (70.6%) et plus largement dispersés puisqu'ils sont capturés dans 12.3% des EPA.

Enfin l'individualité des 3 types de bancs est importante: 33 échantillons seulement sur 595 (5.5%) contiennent des individus appartenant à 2 types de bancs différents, et 3 échantillons (0.5%) des individus appartenant aux 3 types de bancs. Mais dans tous ces échantillons, excepté 3 ou 4, l'un des bancs est toujours dominant. Donc, à de rares exceptions près, les 3 types de bancs sont spatialement bien séparés.

Structures interspécifiques des 3 types de bancs

Les relations interspécifiques avec le Hotu peuvent être examinées grâce au contenu des échantillons ponctuels caractéristiques de chacun des 3 groupes de tailles. Les données sur le nombre de présences, la fréquence, les effectifs et l'abondance relative des espèces associées

sont rassemblées dans le Tableau II et représentées graphiquement dans la Fig 7.

Au total 27 espèces peuvent être capturées avec *Chondrostoma nasus* dans le Haut-Rhône: 20 avec les juvéniles (dont 9 ont une fréquence supérieure à 0,1); 18 avec les immatures (dont 8 ont une fréquence sup. à 0,1); 25 avec les adultes (dont 3 ont une fréquence sup. à 0,1).

Le nombre de présences simultanées avec l'espèce est égal respectivement à : juvéniles : 223 dans 62 échantillons, soit 3.6 rencontres par EPA; immatures : 205 dans 71 échantillons, soit 2.9 rencontres par EPA; adultes : 557 dans 503 échantillons, soit 1.1 rencontre par EPA.

Il est déjà évident d'après ces résultats que juvéniles et immatures doivent constituer des bancs plurispécifiques. Pour vérifier cela, j'ai construit les graphiques des fréquences des échantillons en fonction du nombre d'espèces capturées simultanément avec chacun des 3 types de bancs (Tableau III, Fig. 8). On constate d'abord que le nombre d'espèces capturées n'est jamais supérieur à 8 pour les adultes et immatures et 9 pour les juvéniles; mais surtout la forme des courbes indique clairement:

1. que les adultes constituent des bancs typiquement monospécifiques. En effet la fréquence de capture d'autres espèces est une courbe régulière presque asymptotique décrois-

Tableau II: Structures interspécifiques des bancs de Chondrostoma nasus dans le Haut-Rhône: présence (P), fréquence (F), effectifs (N) et abondance relative (% N) des espèces dans les EPA contenant Chondrostoma nasus.

| | juvêniles | | | | | | immatures | | | | adultes | | | |
|--------------|-----------|----|------|------|-------|----|-----------|-----|------|-----|---------|------|--------|--|
| | Иа | Ρ. | F | N | X N | p | F | N | IN | P | F | И | I h | |
| Truite | 2 | 1 | 1,6 | 1 | <0,1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 22 | 4,4 | 26 | 0,7 | |
| Vairon | 3 | 9 | 14,5 | 41 | 1,7 | 4 | 5.8 | 25 | O,B | 4 | 8,0 | 5 | 0,1 | |
| Loche fr. | 4 | 5 | 8,1 | 7 | 0,3 | 3 | 4.2 | 3 | 0,1 | 7 | 1.4 | 8 | 0,2 | |
| Ombre | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1,4 | 1 | <0,1 | 5 | 1.0 | 5 | 0,1 | |
| Blageon | 6 | 13 | 21,0 | 68 | 2,8 | 17 | 23,9 | 41 | 1,3 | 4 | 0,8 | 10 | 0,3 | |
| Hotu | 8 | 62 | 100 | 295 | 12,1 | 71 | 100 | 643 | 20,9 | 503 | 100 | 1857 | 50,7 | |
| Vandoise | 9 | 23 | 37,1 | 170 | 6,9 | 38 | 53,5 | 629 | 20.4 | 119 | 23,6 | 605 | 16,5 | |
| Chevaine | 10 | 33 | 53,2 | 225 | 9,2 | 34 | 47.9 | 232 | 7,5 | 116 | 23.1 | 330 | 9,0 | |
| Spirlin | -11 | 19 | 30,6 | 210 | 8,6 | 24 | 33,8 | 177 | 5,7 | 31 | 6.2 | 72 | 2,0 | |
| Goujan | 12 | 34 | 54,8 | 342 | 14.0 | 26 | 36,6 | 234 | 7.6 | 22 | 4,4 | 92 | 2,5 | |
| Barbeau | 13 | 18 | 29,0 | 55 | 2,2 | 14 | 19,7 | 51 | 1,6 | 88 | 17,5 | 187 | 5,1 | |
| Epinoche | 15 | 6 | 9,7 | 20 | 0,8 | 1 | 1.4 | 13 | 0,4 | 6 | 1.2 | 6 | 0,2 | |
| Gardon | 16 | 29 | 46,8 | 802 | 32,8 | 14 | 19,7 | 72Z | 23,5 | 39 | 7.7 | 179 | 4,9 | |
| Brochet | 17 | 0 | 0 | 0 | O | 0 | 0 | 0 | 0 | 10 | 2.0 | 20 | 0,5 | |
| Ablette | 18 | 18 | 29.0 | 168 | 6,9 | 10 | 14,1 | 140 | 4.5 | 16 | 3,2 | 119 | 3,2 | |
| Perche | 20 | 3 | 4,8 | 12 | 0,5 | 5 | 7.0 | 17 | 0,5 | 30 | 6,0 | 51 | 1,4 | |
| Rotengle | 23 | 0 | Q | 0 | 0 | 2 | 2,8 | 5 | 0,2 | Z | 0,4 | 2 | < U, ! | |
| Poisson-chat | 24 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,2 | 1 | < 0,1 | |
| Brème bord. | 25 | 4 | 6.4 | 15 | 0.6 | 5 | 7,0 | 83 | 2,7 | 6 | 1,2 | 14 | 0,4 | |
| Brème com. | 26 | 3 | 4.8 | 4 | 0,2 | 2 | 2,8 | 43 | 1.4 | 3 | 0,6 | 39 | 1,1 | |
| Bouvière | 27 | 1 | 1,6 | 1 | < 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Lotte | 28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 9 | 1.8 | 10 | 0,3 | |
| Tanche | 29 | 1 | 1,6 | 1 | < 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,4 | Z | <0,1 | |
| Grémille | 30 | 1 | 1,6 | 2 | < 0,1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 1,4 | 11 | 0,3 | |
| Perche-Sol. | 31 | 1 | 1,6 | 1 | < 0,1 | 2 | 2,8 | 5 | 0,2 | 3 | 0,6 | 3 | <0,1 | |
| Anguille | 32 | 0 | 0 | 0 | 0 | -0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0,6 | 3 | <0.1 | |
| Toxostome | 33 | 1 | 1,5 | 1 | < 0,1 | 3 | 4,2 | 10 | 0,3 | 2 | 0,4 | 7 | 0,2 | |
| N total | | | | 2442 | | | | 307 | 5 | | | 3664 | | |
| E.P.A. | | 62 | | | | 71 | | | | 503 | | | | |

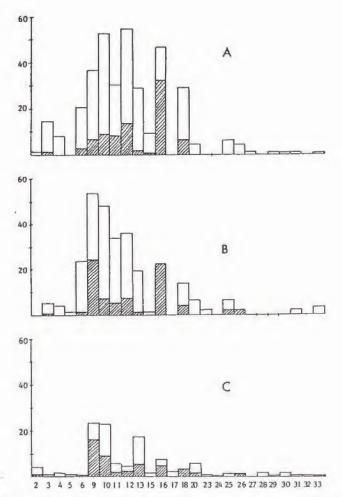


Fig. 7: Fréquence et abondance relative (hachuré) des espèces dans les bancs de Chondrostoma nasus (en abscisse: n° de code des espèces, Cf. Tableau II)

sant avec l'augmentation du nombre d'espèces. La présence d'autres espèces avec des adultes est un phénomène tout à fait aléatoire dans l'échantillonnage (l'EPA est aléatoire au niveau du point). Liées au voisinage d'habitat, les captures des autres espèces avec les adultes sont dominées tant en fréquence qu'en abondance relative par les 3 Cyprinidés rhéophiles dominants, Vandoise, Chevaine, Barbeau. Notons également que la capture simultanée d'Ombres communs n'est pas négligeable.

2. que les immatures et les juvéniles en revanche forment des bancs plurispécifiques : le nombre d'EPA ne décroît pas régulièrement avec l'augmentation du nombre d'espèces associées à ces 2 types de bancs (les liaisons ne sont pas aléatoires); les captures isolées sont peu fréquentes surtout pour les juvéniles. Les bancs de ceux-ci contiennent à l'inverse plus d'espèces que ceux des immatures (pour les premiers : 61.2 % avec 3 espèces et plus, et 33.8 % avec 1 ou 2 espèces ; pour les seconds : 46.4 % et 38.0 %).

Les espèces et effectifs les plus fréquemment associés aux bancs plurispécifiques des juvéniles et immatures sont les suivants par ordre décroissant (F>0.1):

- espèces: juvéniles : Goujon, Chevaine, Gardon, Vandoise, Spirlin, Barbeau, Ablette,

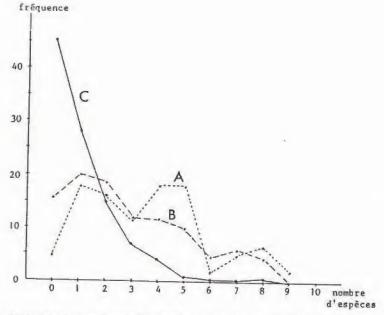


Fig. 8: Fréquence des captures en fonction du nombre d'espèces associées aux trois types de bancs (A: juvéniles; B: immatures; C: adultes).

Tableau III : Fréquence du nombre d'espèces capturées simultanément avec les bancs.

| - | 0 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
|-----------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|-----|
| juvēnīles | 4,8 | 17,7 | 16,1 | 11,3 | 17,7 | 17,7 | 1,6 | 4.8 | 6,4 | 1,6 |
| immatures | 15,5 | 19,7 | 18,3 | 11,3 | 11,3 | 9,8 | 4,2 | 5,6 | 4,2 | |
| adultes | 45,5 | 28,0 | 14,9 | 6,6 | 3,5 | 0,6 | 0,2 | 0,2 | 0,4 | |

Blageon, Vairon ; immatures : Vandoise, Chevaine, Goujon, Spirlin, Blageon, Barbeau, Gardon, Ablette

- effectifs : juvéniles : Gardon, Goujon, Chevaine, Spirlin ; immatures: Gardon, Vandoise, Goujon, Chevaine.

Les structures interspécifiques des 2 types de bancs sont donc très voisines. La présence du Vairon dans les seuls bancs de juvéniles s'explique tout à fait par la petite taille de cette espèce.

CONCLUSION

La détermination de 3 types de bancs spatio-temporels chez Chondrostoma nasus d'après les résultats présentés dans le cas du Haut-Rhône permet-elle de décrire une structure caractéristique de l'espèce ? La comparaison avec la structure en bancs dans la Rokytna (Lusk, 1967), seul autre exemple publié, apporte quelques éléments de réponse.

Dans la Rokyma, l'espèce forme également 3 types de bancs regroupant des individus d'une taille bien déterminée et occupant préférentiellement des habitats distincts :

- un premier type comprend des alevins de moins d'un an (longueur standard LS < 7 cm) et occupe les zones calmes avec faible courant.

- un deuxième type regroupe des individus immatures de 7 à 20 cm et vit dans des zones moyennement rapides.

- un troisième type est formé d'adultes de plus de 20 cm et se rencontre dans les courants rapides avec fonds polymorphes (Lelek et Lusk, 1965), et dans les calmes en aval des rapides. Mâles et femelles forment des bancs communs sauf au moment de la reproduction où les adultes des deux sexes constituent des bancs séparés.

Par rapport à ces observations, la séparation entre le deuxième et le troisième type de bancs dans le Haut-Rhône présente donc un décalage relativement important puisqu'elle se situe à 18-19 cm au lieu de 24 cm (LS = 20 cm) dans la Rokytna. De plus, dans cette rivière la croissance étant nettement plus lente (Lusk, 1967), le deuxième type de bancs contient en réalité des individus de 2 à 6 ans, dont ceux de 5 et 6 ans sont déjà adultes. Pour avoir la même structure que dans le Haut-Rhône, la limite supérieure de la taille devrait se situer non pas à LT=18 cm (LS=15 cm environ) mais à LT=14 cm (LS=12 cm environ) au lieu de 20 cm.

En fait, s'il existe bien 3 types de bancs, c'est-à-dire 3 sous-populations à structure de taille-âge différente dans les 2 cours d'eau, la structure des deuxième et troisième types est différente:

 dans la Rokytna, la fourchette est plus élargie dans le deuxième type puisque sont associés les immatures et quelques jeunes adultes;

- dans le Haut-Rhône, le deuxième type ne comprend strictement que des immatures tandis que les plus grands de ces demiers s'intègrent déjà dans le troisième type de bancs, celui des adultes. Dans la Rokytna il arrive aussi que des immatures puissent être capturés avec des adultes, mais très rarement.

Les regroupements en bancs de deuxième et troisième types ne semblent donc pas vraiment liés à l'état de maturité sexuelle mais plutôt déterminés en fonction de la taille individuelle qui dépend elle-même des conditions écologiques des cours d'eau. Mais ces deux exemples sont insuffisants pour déterminer les causes de cette variation. On peut penser cependant que les différences de croissance doivent jouer un rôle important dans la variabilité de la structure des bancs de deuxième et troisième types. La nécessité de l'étude de ces structures de bancs s'impose donc dans d'autres cours d'eau où la croissance de l'espèce est encore plus rapide que dans le Rhône (par exemple l'Ain, affluent du Haut-Rhône, ou l'Ourthe belge, Nelva, 1985; Philippart, 1977).

Remerciements: Je remercie D. CHESSEL pour sa collaboration à l'analyse statistique des données.

RÉFÉRENCES

AUDA Y., 1984.- Logiciel interactif de représentation graphique en analyse de données. Doc. int. Lab. Biométrie, Univ. Lyon I, 107 p.

LELEK A. & S. LUSK, 1965.- Occurrence of fishes in relation to formation of the bed. Zool. Listy, 14: 225-234. (entchèque)

LUSK S., 1967.- Population dynamics of Chondrostoma nasus (Linnaeus, 1758) in the Rokytna river. Acta Sc. Nat., Brno, 1, 473-522.

NELVA A., PERSAT H. & D. CHESSEL, 1979.- Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. C.R. Acad. Sc., Paris, 289 (sér. D): 1295-1298.

NELVA A., 1985.- Biogéographie, démographie et écologie de Chondrostoma nasus nasus (L., 1758) Hotu (Poisson, Téléostéen, Cyprinidé). Thèse Doct. d'Etat, Univ. Lyon I, 365 p.

NELVA A., 1988.- Profil écologique du Hotu, Chondrostoma nasus (Ostéichtyen, Cyprinidé) dans le Haut-Rhône français: structure d'habitat ponctuel et stationnel. Acta Oecol., Oecol. applic., 9 (3): 275-296.

PHILIPPART J.C., 1975.- Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In: Problèmes d'écologie: la démographie des populations de Venébrés (Lamotte M. & F. Bourlière, éds), 292-394, Masson. PHILIPPART J.C., 1977.- Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de 4 espèces de poissons Cyprinidae: Barbus barbus (L.), Leuciscus cephalus (L.), Chondrostoma nasus (L.), Leuciscus leuciscus (L.). Thèse Univ. Liège, Instit. Zool. Ethol. Aquarium, 237 p.

ROUSSEAU B., NELVA A., PERSAT H., CHESSEL D., 1985.- Constitution d'une base de données ichtyologiques par l'Echantillonnage Ponctuel d'Abondance : application aux peuplements du Haut-Rhône français. Cybium, 9 (2):157-173.

Reçu le 11-04-1988. Accepté pour publication le 17-01-1989.